LA RÉGÉNÉRATION DANS LA PESSIÈRE À MYRTILLE. DESCRIPTION PRÉLIMINAIRE DE DEUX STATIONS DANS LES ALPES SEPTENTRIONALES INTERNES*

par Jean ANDRÉ, Pierre GENSAC et Monique GAUTIER

Pédologie biologique, Université de Savoie, B.P. 1104 — 73011 CHAMBERY Cedex

MOTS-CLÉS : Epicéa - Myrtille - Régénération - Sols - Champignons.

RÉSUMÉ
(Travail original)

La phytocénose et le sol de 2 pessières à myrtille, B située à 1630 m d'altitude, H à 1880 m sont étudiés. Ces 2 forêts sont très différentes. Les arbres sont beaucoup plus denses et plus âgés en H qu'en B. Le tapis de myrtille continu en H est épais et ancien, alors qu'en B il est largement ouvert et plus récent. Les champignons comportent un plus grand nombre d'espèces en H. Le sol correspond à un ranker colluvial en B, à un sol podzolique en H avec une épaisse litière. Les régénérations, jeunes semis et arbrisseaux, sont présentes par taches en B, totalement absentes en H. Ces différences ne sont pas seulement liées à des conditions écologiques et à la nature de l'exploitation, mais surtout au fait que B correspond à une forêt mûre alors qu'en H la forêt est vieille. Une recherche sur les processus de vieillissement de la pessière d'altitude est nécessaire pour élaborer des méthodes sylvicoles assurant son renouvellement.

KEY-WORDS : Spruce - Bilberry - Regeneration - Soils - Fungi - Forest ageing - Level.

SUMMARY
(Original scientific paper)

Regeneration in a spruce forest with bilberries. Case of two stations in the internal Northern Alps

The phytocoenology and the soil of two «spruce forests with bilberries» (B situated at a level of 1630 m, and H at a level of 1880 m) are studied. These two forests are very different. In H, the trees are more numerous and older than in B. The cover of bilberries, which is continuous in H, is thick and olf, whereas it's broadly opened and new in B. Fungi offer a greater number of species in H. In B, the soil squares with a colluvial ranker, and in H, with a podzolic soil with a thick litter. Regenerations, young sourings and shrubs appear by spot in B, and they do not exist at all in H. These differences are not only linked to ecological conditions, but especially to the fact that B is similar to a mature forest, whereas the forest is old in H. A research on the process of ageing of the spruce forest is necessary to elaborate the silvicol methods for its renewal.

INTRODUCTION

L'absence de régénération dans les peuplements résineux d'altitude a été constatée depuis longtemps. Des archives du XIXe siècle en font état, ainsi que les rapports forestiers du début du siècle, et ceci pour l'ensemble de l'Arc alpin comme d'ailleurs dans le Jura et les Vosges. Il s'agit d'un phénomène qui serait «bien connu», pour lequel de nombreuses solutions empiriques ont été proposées et mises en oeuvre, leurs résultats ayant été le plus souvent très décevant.

Ce problème concerne en premier lieu les forêts d'épicéa ou pessières, c'est-à-dire les plus vastes surfaces forestières des Alpes françaises septentrionales. Il prend une acuité particulière dans celles qui présentent un tapis dense de myrtille (*Vaccinium myrtillus*). Ce sous-arbrisseau, indicateur de conditions fraîches et d'un sol acide, agit directement comme obstacle à la régénération soit par concurrence vis-à-vis du jeune arbre (lumière, eau, sels minéraux), soit par allélopathie liée à des composés phytotoxiques provenant des feuilles, de la litière et des racines. Indirectement, ces composés peuvent intervenir sur les champignons mycorhiziens indispensables à la croissance, *Vaccinium myrtillus* possédant également ses propres mycorhizes très efficaces donc très concurrentielles. La myrtille apparaît donc comme un élément primordial dans la constitution de la niche écologique du jeune plant d'épicéa. Or les pessières à myrtille possèdent une très large répartition dans les étages montagnard et subalpin (de 1200 à 1900 m), des Alpes intermédiaires et internes, forêts de production et forêts de protection. Deux stations représentatives différant par leur altitude ont été choisies dans la forêt communale de Mâcot. Une analyse précise des phytocénoses a paru être un préalable indispensable pour mettre en évidence les paramètres biologiques majeurs en cause lors du renouvellement des individus. Une grande partie des obstacles se situant dans les premiers cm du sol, le profil pédologique a été établi. Cette description préliminaire des stations permet de dégager les points à approfondir et d'envisager une expérimentation sur placettes de taille réduite (1 m²), puis sur surfaces plus vastes où différents traitements sylvicoles pourront être effectués en grandeur réelle.

* Reçu le 17 février 1989 ; accepté le 20 mai 1989.

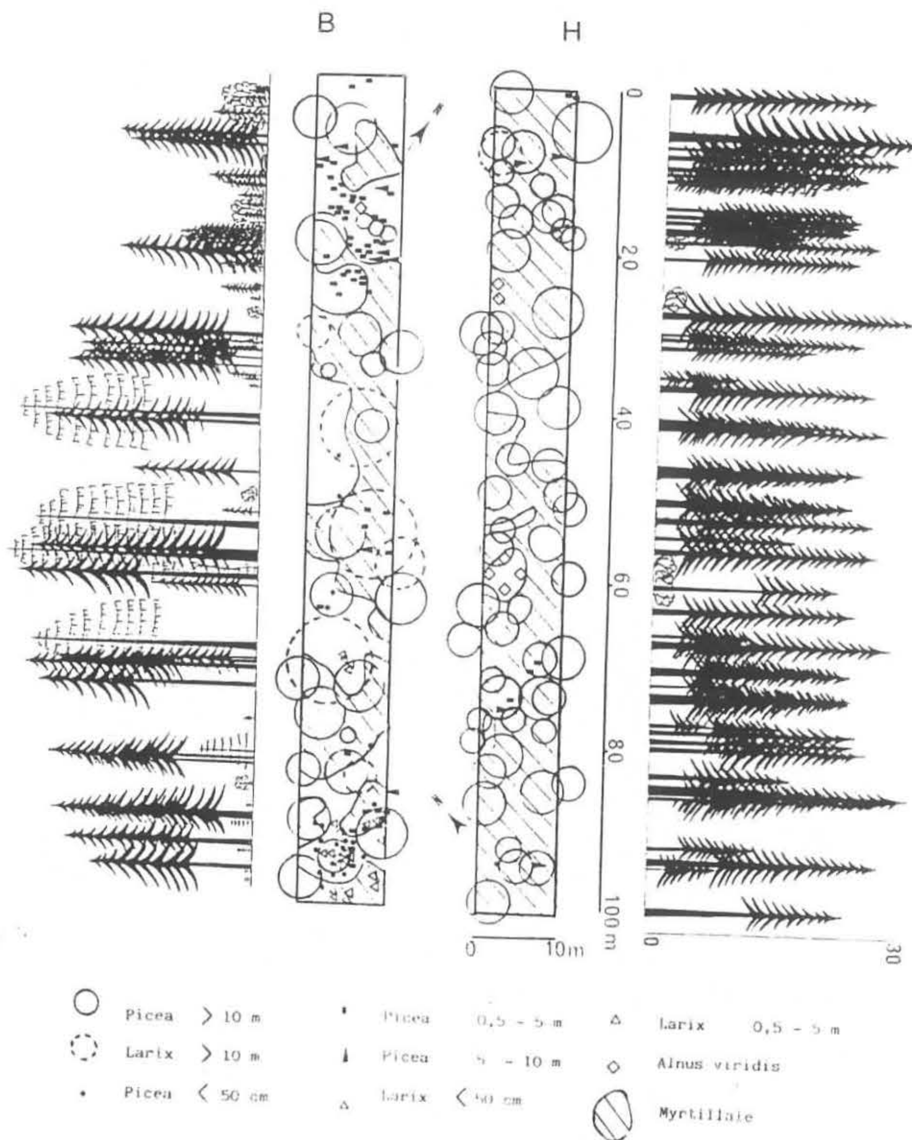


FIG. 1. — Projections verticales et sur le sol des arbres et arbustes dans les 2 transects.

L'objectif est de fournir des enseignements susceptibles d'aider à l'élaboration de techniques sylvicoles adaptées aux pessières d'altitude, du moins dans le cas des peuplements à myrtille.

I — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le choix des stations a été guidé par les connaissances acquises : travaux sur les pessières de Tarentaise (GENSAC, 1967), approfondissement lors des recherches PIREN-Canton d'Aime (1983), inventaire statistique forestier détaillé avec description de placettes tous les 100 m suivant un quadrillage rigoureux.

La station B (bas) est située dans le bois de Nant-Frésin (Parcelle 5) à 1630 m d'altitude, en exposition N - NW sur colluvions acides (schistes et grès du Houiller). Selon l'inventaire forestier, il s'agit d'un futaie adulte vieillie, le volume à l'ha atteignant 170 m^2, la régénération étant très incertaine (on verra par la suite qu'elle y apparait par taches).

La station H (haut) est située dans la forêt de Plangagnant (Parcelle 19), à 1880 m d'altitude, en exposition NW sur colluvions de quartzite. L'inventaire forestier la classe dans les futaies adultes vieillies avec 310 m^3 par ha comme volume et une régénération également très incertaine. Ces deux stations se trouvent au sein de peuplements homogènes étendus. Les sondages effectués par l'O.N.F. à la tarière de Pressler révèlent l'absence d'individus d'un âge inférieur à 80 ans, et une prédominance des classes d'âge de 120 à 150 ans.

La description des caractères liés au renouvellement de la forêt sera menée de façon comparative en suivant l'ordre descendant des strates pour aboutir à l'étude du sol. Chacune des strates réclamant des méthodes particulières d'investigation, celles-ci seront exposées au fur et à mesure. Les régénérations, jeunes arbres d'une taille inférieure à 10 m, seront finalement traitées en fonction de la phytocénose et du sol. Les principaux paramètres climatiques sont en cours de mesure, justifiant des observations sur plusieurs années, ils ne peuvent donc pas être exposés ici.

II — LA PHYTOCÉNOSE

1. *LA STRATE ARBORESCENTE*

1.1. Méthodes

Cette strate a été étudiée suivant les méthodes héritées des écoles suisses et autrichiennes (LEIBENDGUT, 1959, MAYER, 1976). Dans chacune des stations des transects de 100 m de long et 10 m de large ont été matérialisés sur le terrain, puis cartographiés, la vue verticale étant ensuite établie (Fig. 1). Chaque arbre a été situé ; la hauteur, le diamètre du tronc à hauteur d'épaule, le diamètre de la couronne, l'orientation de celle-ci par rapport au tronc, la hauteur des branches les plus basses ont été notés ; les souches ont été inventoriées et leur ancienneté évaluée (GENSAC, publication sous presse). Pour les jeunes arbres et jusqu'aux plantules, la hauteur a été mesurée, les régénérations ont donc été comptées et situées. Cette situation établie en 1987 et servant ici à une comparaison synchronique pourra éventuellement être utilisée de façon diachronique.

1.2. Résultats

Les données dendrométriques générales tirées des mesures précédentes sont fournies par la figure 2. Elles complètent la physionomie cartographique. Les deux stations sont très différentes. On remarque immédiatement la présence de mélèze en B alors qu'il est pratiquement absent en H. Dans les deux cas, la densité des arbres est très élevée et elle atteint en H le double de celle de B. Ceci peut s'expliquer par une exploitation jusqu'à présent très faible et à des chablis réduits en H (consultation des calepins d'aménagement). La répartition de classes de diamètre est également différente avec des diamètres moyens très largement supérieurs en H, la classe maximale correspondant à 45 cm alors que pour B, elle n'est que de 35 cm. Pour les classes de hauteur, la suprématie de H s'affirme également, le rapport diamètre/hauteur s'y trouvant également plus élevé ce qui est peut-être l'explication des chablis moins fréquents. Comme pour tous les arbres situés en altitude, la longueur de la couronne est plus grande.

Les deux stations correspondant à des futaies régularisées se distinguent néanmoins très nettement dans leur strate arborescente par des traits liés en partie à une exploitation forestière différente, mais aussi à des conditions écologiques suffisamment divergentes.

2. *LA STRATE SOUS-ARBUSTIVE*

Dans les deux cas, la strate des arbustes est pratiquement négligeable, les jeunes arbres mis à part (traités en fin d'exposé). Toutefois il faut signaler la présence de bosquets d'aune vert pour la station H.

Vaccinium myrtillus est très largement dominante dans la strate sous-arbustive, *V. vitis idaea* et *Rhododendron ferrugineum* ne jouant qu'un rôle accessoire dans les deux stations considérées où ils ne forment que des taches très localisées.

La myrtille se répartit (Fig. 1) par taches d'une très grande densité (dénommées par la suite myrtillaies) séparées par des trouées à taille variable. Les trouées sont larges et nombreuses en B alors qu'elles sont de beaucoup plus petite taille en H, on passe d'un recouvrement global de 50 % (B) à 80 % (H). La physionomie de cette strate est d'ailleurs différente, d'un aspect continu et exubérant en H justifiant l'appellation restreinte de *Piceetum subalpinum myrtilletosum*, on assiste à un morcellement du tapis sous-arbustif en B, laissant de larges plages libérées pour d'autres faciès (à *Luzula*, à *Prenanthes purpurea*). La dynamique de population de *Vaccinium myrtillus* paraît cependant difficile à aborder du fait de sa morphologie (FLOWER-ELLIS, 1971). Chaque individu développe, en effet, un système de rhizomes horizontaux ramifiés dans la couche superficielle du sol, ces rhizomes portant des bourgeons dont sont issues des tiges aériennes verticales, ramifiées et persistantes à feuilles caduques. Chacune de ces parties évoluant, le tapis de myrtille observé peut être formé de tiges d'âge différent produites par des rhizomes eux-mêmes d'âge différent et pouvant provenir de plusieurs individus. Au niveau du sol, il en résulte un enchevêtrement d'unités qu'il n'est pas possible de considérer isolément, aussi doit-on adapter les méthodes aux différents niveaux d'étude : 1) ensemble du tapis en considérant le volume occupé par les parties aériennes, 2) phytomasses aériennes et souterraines, 3) caractères des différentes tiges verticales, chacune d'entre elles étant considérée comme un module, ce qui permet de quantifier la dynamique de la population de *Vaccinium myrtillus*.

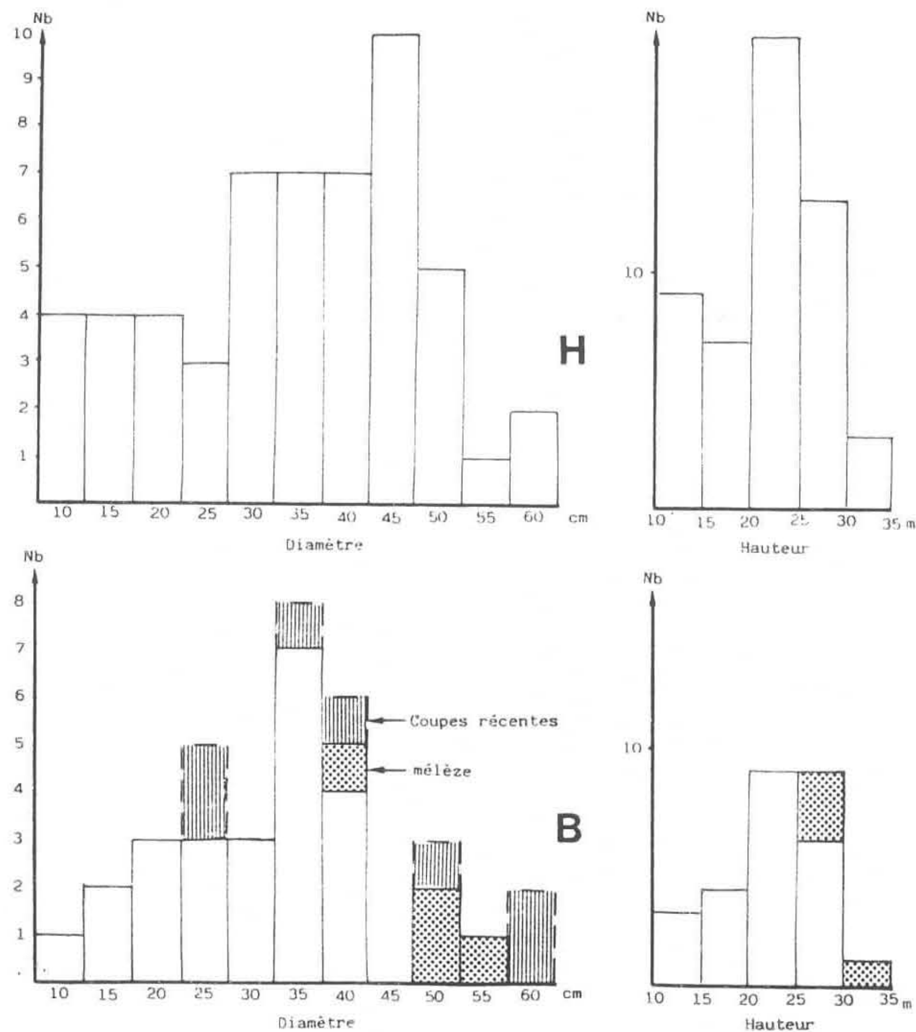


FIG. 2. — Classes de diamètres et de hauteurs pour les arbres des 2 transects.

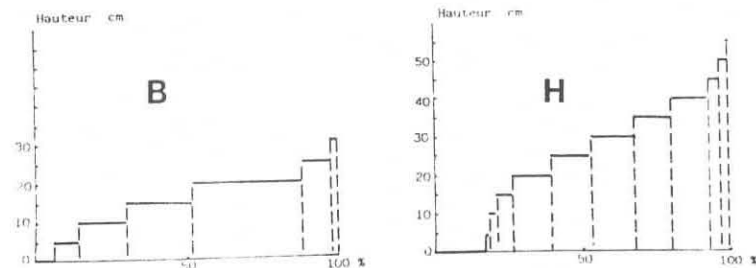


FIG. 3. — Taux de hauteur maximale de la myrtille par mesure tous les 10 cm de long d'un transect de 20 m réalisé dans la myrtillaie dense des 2 stations.

2.1. Morphologie du tapis sous-arbustif

Des transects ont été réalisés pour les deux stations dans la myrtillaie dense, là où le manteau était le plus fermé. Sur une ligne de 20 m de long, la hauteur maximale des pieds de myrtille a été relevée tous les 10 cm (par contact avec une fiche). En même temps la présence d'autres espèces était notée. La figure 3 fournit les pourcentages des différentes hauteurs cumulées. Il en ressort que si les trouées de petite taille sont plus nombreuses en H qu'en B, les pieds de myrtille atteignent une plus grande taille en H (50 cm) qu'en B (35 cm) où 80 % de relevés se situent à 25 cm au maximum alors qu'en H près de 50 % des relevés sont supérieurs à cette taille.

Les différences observées pour les hauteurs et longueurs des tiges aériennes entre B et H, sont significatives. En B, peu de différences hauteur/longueur, en H, différences très nettes entre ces 2 mesures. Cela tient à une morphologie différente : en B les tiges de myrtilles sont plus rectilignes et verticales avec les ramifications de faible envergure, en H les tiges sont courbes et leur couronne est étalée ce qui compense en partie l'existence des trouées de petite taille déjà signalées.

Le tapis de myrtillaie présente donc des qualités différentes dans les deux stations, ce qui induira au niveau du sol des capacités différentes à servir de site de germination et de croissance pour le jeune plant d'épicéa.

2.2. Les phytomasses

Elles ont été évaluées à partir d'une dizaine de prélèvements sur des carrés de 50 × 50 cm dans la myrtillaie dense de chaque station, et portant à la fois sur la végétation aérienne et les 10 premiers cm du sol (Tab. I).

Les rapports feuilles/masse aérienne totale sont significativement différents. En B, la masse foliaire tend à l'emporter sur la matière ligneuse aérienne par rapport à H où les tiges (et donc le bois) sont plus importants. De même pour les parties souterraines, les racines représentent une phytomasse relative plus importante en H qu'en B.

2.3. Les tiges aériennes

Les unités que constituent les tiges aériennes peuvent permettre d'utiles comparaisons quant à leur densité et à leur diamètre. Une évaluation a pu être tentée (tab. II) à partir des prélèvements effectués pour les mesures de phytomasse.

TABLEAU I

Phytomasse myrtille exprimées en g.m⁻²

Parties aériennes

	Feuilles	Tiges aériennes	Total	Rapport feuilles/ Total %
B	68 ± 11,5	280 ± 42,5	348 ± 54	19,5 ± 0,5
H	55,5 ± 11	312 ± 67	367 ± [illegible]	15,5 ± 1

Parties souterraines

	Racines	Rhizomes	Total	Rapport racines/ Total %
B	32,5 ± 9,5	512,5 ± 115,5	545 ± [illegible]	6 ± 1,5
H	24,5 ± 6,5	316,5 ± 72	341 ± [illegible]	7,5 ± 1

Total : B 893 ± 148 H 708 ± 201

TABLEAU II

Valeurs mesurées sur les tiges de myrtille des 2 stations

	B	H
Densité (tiges aériennes. m^{-2}	470 ± 185	180 ± 95
Diamètre base mm	2,85 ± 0,85	3,50 ± 1,30
Diamètre rhizome mm	2,60 ± 0,60	3,40 ± 1,0

Les différences sont à chaque fois très significatives. La densité en B l'emporte très largement sur celle de H ce qui pourrait témoigner d'une plus vive activité. Si une étroite corrélation entre diamètre et âge ne peut être établie (FLOWER-ELLIS, 1971), il paraît bien évident que les deux myrtillaies sont constituées en moyenne par des modules plus âgés en H qu'en B. La strate sous-arbustive confirme donc bien les résultats obtenus à partir de la strate arborescente. La dynamique de la myrtillaie dans les 2 stations fera, par la suite, l'objet d'une analyse plus fine dans le but de mettre en évidence les répercussions possibles sur les processus de régénération.

3. *LA STRATE HERBACÉE*

Le développement de la strate sous-arbustive laisse peu de place à une strate herbacée pauvre en espèces. A côté d'un lot d'espèces fréquentes dans toutes les forêts résineuses d'altitude, des espèces différentielles marquent bien l'appartenance à deux associations distinctes. En B, on note particulièrement *Luzula nivea, Phyteuma spicatum, Maianthemum bifolium, Veronica officinalis* indiquant les affinités montagnardes du groupement alors qu'en H la présence de *Pinus cembra, Listera cordata* et *Lycopodium annotinum* traduit bien l'ambiance subalpine. Les différences apparaissent nettement dans les relevés quantitatifs correspondant aux transects effectués dans la myrtillaie dense (tab. III). Le rôle joué par *Melampyrum sylvaticum* dans B et celui de *Homogyne alpina* dans H justifient pleinement les appellations respectives *Melampyro sylvatici-Piceetum* et *Homogyno alpinae-Piceetum* de MAYER (1984) pour ces deux pessières à myrtille.

TABLEAU III

Fréquences relatives en ‰ des espèces relevées tous les 10 cm le long des transects dans la myrtillaie dense

	B	H
Espèces communes		
Deschampsia flexuosa	368	285
Hieracium sylvaticum	8	3
Espèces différentielles de MAC B		
Melampyrum sylvaticum	370	27
Prenanthes purpurea	5	0
Luzula flavescens	5	0
Veronica officinalis	5	0
Espèces différentielles de MAC H		
Oxalis acetosella	70	455
Luzula sylvatica	75	410
Homogyne alpina	10	215
Dryopteris spinulosa	0	15
Saxifraga cuneifolia	0	25

La strate herbacée traduit donc bien l'existence de conditions différentes. En dessous, la strate muscinale forme un tapis discontinu, dense sous la myrtille, réduit dans les faciès herbacés de B, en particulier au niveau des taches de régénération. *Rhytidiadelphus triqueter* et *Hylocomium splendens* sont constantes, les autres espèces faisant actuellement l'objet d'un inventaire précis.

4. *LA FLORE FONGIQUE*

Elle joue un rôle essentiel dans les écosystèmes forestiers et doit être examinée avec précision si l'on veut comprendre leur fonctionnement (TRAPPE et FOGEL, 1977) en particulier pour la régénération où une bonne mycorhization paraît indispensable (BOULLARD, 1959, 1961, 1962 ; KOWALSKI, 1982). La mycorhization du jeune semis est obligatoire pour son intégration au système forestier (LE TACON, 1982). Elle est d'autant plus nécessaire que le milieu est hostile, voire toxique (LE TACON, 1978) et que les concurrents (arbres adultes et myrtille principalement) sont eux mycorhizés correctement (STONE, 1960 ; READ, 1986 ; SPINNER et HASELWANDTER, 1986), cette symbiose facilitant l'installation d'un plant dans un milieu phytotoxique, particulièrement en présence d'Ericacées (HANDLEY, 1963 ; LE TACON et coll., 1984). A la succession des groupements végétaux dans une série dynamique de végétation conduisant au stade final forestier correspond une évolution de la partie superficielle du sol (PATERNOSTER, 1981) : humus, microflore, mycocénose saprophytique et symbiotique. Ainsi les champignons mycorhiziens des jeunes arbres des premiers stades, hébélomes par exemple, laissent la place aux champignons des arbres âgés des stades climaciques : cortinaires et bolets (DIGHTON et MASON, 1985). Un inventaire du potentiel mycorhizien des deux stations révélant le cortège fongique auquel le jeune plant d'épicéa pourrait s'associer, présente donc un grand intérêt ainsi que, par ailleurs, la reconnaissance des champignons saprophytes en relation avec l'évolution de la matière organique du sol (DIGHTON et coll., 1987). De nombreuses listes de champignons des pessières d'altitude ont déjà été établies (FAVRE, 1960 ; THOEN, 1980) des tentatives de mycosociologie ayant été effectuées (POULOUX, 1979 ; BUJAKIEWICKS, 1981), certaines espèces ayant pu être attribuées à des groupements végétaux particuliers (BON et GEHU, 1973). Un premier catalogue des espèces, dont la présence a été révélée par la découverte du carpophore, a pu être établi et un regroupement par type trophique effectué. La répartition dans le temps et l'espace, soit une approche dynamique de la mosaïque forestière reste un objectif prochain à réaliser.

Des récoltes échelonnées dans le temps ont eu lieu sur 3 ans de 1986 à 1988. Elles ont porté sur 223 espèces déterminées avec l'aide extrêmement précieuse de Madame MEYER (Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie) à partir des documents de base de JULICH (1984), MOSER (1963 et 1978) et en ayant recours à des monographies pour des genres difficiles (KUHNER, 1938 ; BON, 1980, 1984 ; BREITENBACH et KRAENZLIN, 1981 ; TARTARAT, 1988). Aux difficultés de détermination vient s'ajouter la nécessité de poursuivre les récoltes pendant plusieurs années et ceci du printemps à l'automne, la production des carpophores étant très sporadiques et très fugaces en fonction des conditions pédoclimatiques. De plus, beaucoup de champignons mycorhiziens développent leur carpophore dans le sol leur rôle étant très important et très peu connu (FROIDEVAUX et SCHWARZEL, 1977 ; FOGEL, 1976 ; MASER et TRAPES, 1984). Si une récolte systématique n'a pu être envisagée, les investigations portant sur les appareils racinaires ont permis d'en dégager certains, leur détermination ayant été effectuée par Mrs RIOUSSET et MORNAND. Les listes établies sont donc nécessairement incomplètes, mais les espèces épigées les plus abondantes sont présentées ici (tab. IV).

La constitution de groupes trophiques : champignons saprophytes, champignons reconnus comme mycorhiziens sans précision sur l'arbre hôte, champignons reconnus comme mycorhiziens de l'épicéa et souvent d'autres espèces, a été réalisée d'après les travaux de TRAPPE (1962), VON EGON ORAK (1960), THOEN (1980), AL ABRAS (1985), BOULLARD (1988). Il est apparu inutile de fournir ici une liste complète des espèces reconnues, aussi le tab. IV ne correspond qu'aux principaux champignons dominants, c'est-à-dire ceux dont le nombre d'individus reconnus par leur carpophore est le plus élevé. Les champignons dominants communs aux deux stations sont de loin les plus nombreux.

TABLEAU IV

Champignons dominants inventoriés et classés en groupes trophiques

SAPROPHYTES

communs aux deux stations

Hypholoma capnoides	*Mycena epipterygia*
Marasmius androsaceus	*Mycena zephiorus*
Micromphale perforans	*Strobilurus esculentus*

MYCORHIZIENS

communs aux deux stations

Boletinus cavipes	*Suillus grevillei*
Russula vinosa	

MYCORHIZIENS DE L'EPICÉA

communs aux deux stations

Amanita muscaria	*Lactarius aurantiofulvus*
Amanita submembranacea	*Lactarius rufus*
Chroogomphus helveticus	*Rozipes caperata*
Cortinarius anomalus	*Russula decolorans*
Dermocybe cinnamoena	*Rulla mustelina*
Dermocybe sanguinea	

en station B	en station H
Cantharellus cibarius	*Cortinarius gentilis*
Sarcodon imbricatus	*Lactarius lignyotus*

La comparaison de la composition spécifique des deux stations et des différents groupes (tab. V) permet de constater que la station H comporte un plus grand nombre d'espèces que la station B, ceci principalement pour les espèces saprophytes ce qui est à mettre en parallèle avec une litière plus abondante, une humidité plus grande et plus constante alors que la totalité des espèces mycorhiziennes représentent la moitié du cortège fongique de chaque station. Un nombre plus élevé en espèces de champignons mycorhiziens de l'épicéa est observé en H par rapport à B, mais en se référant cette fois-ci au nombre de genres, la situation est inversée ce qui pourrait traduire, en restant prudent, une plus grande diversité potentielle en B. Faute de points de comparaison, on ne peut s'engager également sur les abondances relatives des espèces des stades initiaux et finaux.

Le nombre relativement faible de champignons communs aux deux stations au niveau spécifique dans les 3 groupes trophiques correspond à des conditions stationnelles différentes. Le fait que 80 % des champignons décomposeurs soient différents indique bien que le fonctionnement des deux écosystèmes n'est pas semblable au niveau des horizons de surface, seules les espèces ubiquistes étant abondantes. En comparant avec les relevés de pessières des autres auteurs, on peut constater l'existence d'un plus grand nombre d'espèces liées aux forêts d'épicéa en H, station subalpine, qu'en B, station du montagnard supérieur assurant la liaison avec les sapinières et les hêtraies-sapinières.

Si les résultats portant sur la flore fongique ne permettent pas de tirer déjà des conclusions certaines, un approfondissement des connaissances concernant les espèces dominantes, la répartition des champignons dans les sous-stations, celle des types de mycorhizes qui pourront être reconnus, permettra de contribuer à l'explication des différences observées quant aux capacités de régénération.

III — LE SOL

Dans chacune des stations, un profil pédologique a été établi en conditions moyennes. Les observations morphologiques et les analyses physico-chimiques ont conduit aux conclusions suivantes :

Pour B, la grande richesse en cailloux dès 5 cm de profondeur (le 1/3 en poids), la faible épaisseur de l'horizon organique très humifère, les différents aspects des horizons profonds conduisent à interpréter le sol comme un **ranker colluvial** dont l'humus correspond à un moder très acide, la capacité d'échange cationique restant satisfaisante. Sur des échantillons prélevés dans les mêmes conditions, les pH eau varient de 3,3 à 4,2, les pH KCl de 2,9 à 3,7, ils présentent donc une grande amplitude de variations, les pH les plus élevés correspondant à une zone de régénération où l'on trouve corrélativement les plus faibles valeurs en Al^{3+} échangeable.

TABLEAU V

Comparaison de la composition fongique des 2 sations suivant les groupes trophiques

	Espèces communes			Espèces différentielles		
	Saprophytes	Mycorhiziens	Mycorhiziens de l'épicéa	Saprophytes	Mycorhiziens	Mycorhiziens de l'épicéa
H	20	14	20	77	48	39
B				45	23	35

Dans le cas de H, la présence d'un horizon cendreux conduit à la classe des podzols, le manque de netteté de l'horizon spodique amenant à **un sol podzolique**, avec des traces d'hydromorphie dans les horizons profonds. L'horizon organique mal décomposé est épais avec un C/N supérieur à 25. Là encore, cet horizon présente des variations en épaisseur, sous les taches de *Luzula sylvatica*, il est nettement plus mince alors que l'horizon A2 disparait pratiquement.

Ces deux types bien différents de profil correspondent bien aux deux types de pessière :

pessière à mélampyre - ranker colluvial à moder
pessière à homogyne - sol podzolique à mor

deux équilibres différents entre végétation et sol semblent être la règle entre ces peuplements d'altitude différente comme il a pu être constaté dans de nombreuses autres stations.

Dans les deux cas, le caractère sporadique ou rare des régénérations pourrait s'expliquer au niveau du sol par :

— la richesse en éléments grossiers et sableux en profondeur facilitant l'infiltration des eaux de précipitation pendant la saison de végétation ce qui provoque une dessiccation des horizons de surface où devraient germer les graines et se développer les jeunes plants alors que leur réhydratation serait rendue difficile par le taux élevé de matière organique.

— la présence en surface d'un horizon très humifère pouvant inhiber les premières phases de la croissance par la présence de substances phytotoxiques et provoquant la sélection des champignons mycorhiziens. Les concentrations en Al^{3+} sont trop faibles pour se révéler toxiques (MALKONEN-SPIEKER, 1985) mais pourraient contribuer à amoindrir suffisamment la vigueur des plantules et aussi les sensibiliser à l'action d'autres facteurs.

IV — LA RÉGÉNÉRATION

Sur chacune des deux surfaces inventoriées les jeunes individus ont été soigneusement recensés et classés suivant leur hauteur (fig. 4). Les deux stations présentent à cet égard de grandes différences :

- Dans la station H, les jeunes plants sont très rares, seuls 5 individus inférieurs à 1 m ont pu être dénombrés et 12 entre 1 et 10 m. Le renouvellement de la forêt est donc loin d'être assuré.

- Dans la station B, la situation semble moins catastrophique, les jeunes individus constituent deux taches de régénération (fig. 1) de composition différente : une tache située dans la partie orientale (0 - 15 m) couvrant une surface de 100 m² formée principalement de sujets de moins d'un mètre de hauteur et une tache située dans la portion W (70 - 90 m) sur une surface de 150 m² avec une majorité d'individus entre 1 et 5 m. En considérant que le quart de la superficie est occupé densément par des arbres dont l'âge est inférieur à 30 ans, on peut supposer que sur la surface restante, où les jeunes semis sont très sporadiques, une modification localisée des conditions permettra l'installation de la régénération et assurera ainsi le renouvellement de la forêt. Néanmoins sur cette surface, l'installation de jeunes épicéas parait actuellement bloquée et si le forestier doit intervenir pour provoquer le rajeunissement, il lui faut lever les obstacles existant vraisemblablement à la surface du sol. La myrtille pourrait être d'ailleurs incriminée, car elle est absente ou très diffuse dans les taches de régénération.

Les souches ont souvent été citées comme emplacement privilégié pour l'installation des jeunes arbres (LACHAUSSEE, 1947 ; DUCHAUFOUR, 1953 ; MOREAU et POLY, 1968 ; etc...). Cette possibilité vient d'être envisagée pour les pessières en Tarentaise (GENSAC, sous presse), les souches de B et de H ayant été inventoriées en détail ainsi que celles d'autres situations écologiques. Pour les 2 stations étudiées ici et en ne prenant en compte que les souches les plus anciennes, bien décomposées, seules 30 % d'entre elles (2 pour chaque station) servent de support à un épicéa d'une taille supérieure à 20 cm, cette régénération sur les souches parait alors nettement insuffisante pour assurer un renouvellement.

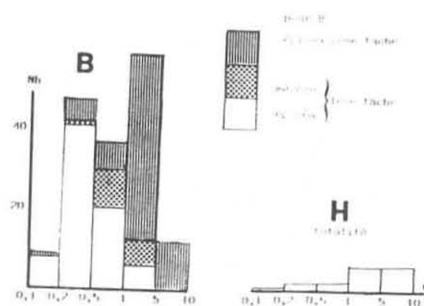


FIG. 4 — Nombre et hauteurs des régénérations et individus inférieurs à 10 m dans les 2 transects.

Une autre situation est également citée comme favorable le sol minéral brut résultant soit du déracinement d'un arbre (BROWN, 1977), soit de travaux supprimant végétation et horizons organiques du sol (PIUSSI, 1984, 1986). Dans les deux stations considérées, une telle possibilité a pu être favorisée par l'intense travail du sol effectué par les Rongeurs. Il faut également signaler une très vive colonisation par les jeunes plants d'épicéa sur les terrassements liés aux pistes de ski installées entre 1700 et 1900 m à proximité de la zone d'étude (GENSAC, sous presse), colonisation pouvant s'expliquer soit par l'absence de l'action phytotoxique au niveau des niveaux humiques de la forêt, soit par un effet d'ouverture de la forêt provoquant des modifications microclimatiques.

CONCLUSION

Les observations préliminaires précédentes portent sur des surfaces restreintes de la pessière à myrtille mais néanmoins dans des stations particulièrement représentatives. Elles permettent de dégager un certain nombre de faits essentiels concernant le renouvellement de ces forêts et dégageant de futures voies de recherches.

Pouvant être rassemblées sous la même dénomination en apparence précise de «pessière à myrtille» les deux stations décrites B et H possèdent des caractères différents récapitulés dans le tableau VI. Cela tient à des conditions climatiques générales différentes, et à une exploitation sylvicole en B alors que H n'a fait l'objet que de prélèvements anciens. Mais ces deux grands ensembles de causes paraissent insuffisants pour expliquer la totalité des différences. Un certain nombre de faits d'observation tendent à faire supposer que les deux stations se situent à des **phases différentes du cycle sylvogénétique** telles qu'elles sont décrites par H. MAYER (1976) pour

les forêts «naturelles», c'est-à-dire des forêts où l'intervention a toujours été très faible. B se situerait en **phase optimale** (fréquence du mélèze, grande dispersion des âges, hétérogénéité) alors que H présente des caractères de **phase terminale**, (forts diamètres, allongement du houppier et une grande homogénéité). A ces traits de la strate arborescente, il faudrait ajouter le degré de recouvrement et l'âge (diamètre des tiges et rhizomes) de la strate sous-arbustive, l'abondance des espèces de champignons saprophytes liée à l'abondante source de nourriture, l'accumulation de la matière organique fraiche et une évolution de la pédogenèse conduisant à la podzolisation en H. Les stades ontogénétiques sont différents : B correspond à une forêt mûre, H à une forêt vieillissante, où l'accumulation des obstacles à la régénération interdit tout renouvellement de la forêt. Au niveau altitudinal considéré, les conditions intrinsèques et extrinsèques du système pessière à myrtille conduiraient à une détérioration progressive de la capacité de régénération jusqu'à un arrêt complet amenant à moyen terme à une phase d'écroulement catastrophique.

Comment remédier à un tel état de choses ?

Des solutions pourraient être dégagées en se référant «aux règles du jeu déterminées par la Nature» (OTT, 1989) et en suivant les principes énoncés récemment par E. BISCHOFF (1987) et H. MAYER (1988).

Le renouvellement naturel de la forêt est obligatoirement un phénomène lent, il faut donc suivre impérativement le conseil très helvétique de J.B. BAVIER (1910) in BISCHOFF «Hâte toi lentement». Dans l'état actuel, une intervention progressive dans les cinquante prochaines années doit permettre un rétablissement dans une situation favorable. Il ne faut donc rien précipiter, établir d'abord scientifiquement un programme et le suivre.

Ce renouvellement paraît assuré naturellement dans les situations où la forêt manifeste un maximum d'hétérogénéité. Hétérogénéité de la structure et donc des âges, bien obligatoirement, mais aussi l'hétérogénéité des espèces arborescentes, donc dans le cas présent un mélange avec le mélèze «essence de lumière» ; il faut alors créer des ouvertures suffisantes pour favoriser l'installation de cet arbre. Hétérogénéité de la texture (répartition des peuplements) car, suivant les conditions stationnelles, les possibilités d'installation et de croissance des jeunes semis sont différentes. Il faut alors tenir compte du fait selon lequel les surfaces homogènes sont de plus en plus restreintes au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude, surfaces homogènes correspondant actuellement à des phases différentes du cycle sylvogénétique (MAYER, 1976). Hétérogénéité du sous-bois où, en particulier, il est nécessaire que des places libres de myrtille existent (TREPP, 1961) alors que le dégagement lent effectué actuellement provoque, au contraire, une extension progressive de ce sous-arbrisseau. Hétérogénéité du support édaphique, les régéné-

TABLEAU VI

Comparaison des 2 stations

	B	H
Climat	Montagnard supérieur	Subalpin inférieur
Exploitation	Régulière (tous les 10 ans)	Sporadique (pas dans les 20 dernières années).
Arbres, diamètre et hauteur dominants	Épars 35 cm 20 - 25 m	Denses 45 cm 20 - 25 m
Microclimat	Varié ± ensoleillé.	Uniforme et rigoureux.
Sous-arbustes (myrtille)	Tapis à larges ouvertures peu élevé et très actif.	Tapis uniforme élevé et sénescent.
Flore fongique	Peu d'espèces	Beaucoup de saprophytes et de mycorhiziens.
Sol	Ranker colluvial à humus mince et d'épaisseur irrégulière.	Sol podzolique à mor souvent épais
Régénération	Par tache	Absente
Phase sylvigénétique	Maturité	Sénilité

rations pouvant plus particulièrement s'observer sur deux types de substrat : sol minéral, souches et bois pourris. Cette nécessaire hétérogénité pourrait être obtenue par le passage à la phase d'écroulement du cycle sylvogénétique. MATHEY (1911) a depuis longtemps constaté que la régénération était «fougueuse et admirable» sur les emplacements de chablis et couloirs d'avalanches. Cette phase d'écroulement serait cependant catastrophique car elle affecterait de trop vastes surfaces. Il faudrait donc intervenir par petites touches en provoquant de mini-catastrophes susceptibles d'amener l'installation de jeunes plants, d'instaurer un mélange des essences, de créer de petits collectifs jouant un rôle stabilisateur, d'ouvrir le manteau de myrtille, de mélanger les horizons de surface et, par l'abandon de souches ou de troncs au sol, de laisser suffisamment de bois à pourrir sur place.

Ces différentes interventions doivent être guidées par des résultats obtenus lors d'expérimentations portant sur l'écophysiologie de la germination et des premiers stades de développement de l'épicéa, les stratégies de colonisation de la myrtille, l'évolution de la matière organique depuis la litière jusqu'à l'humus, le fonctionnement et l'évolution des mycorhizes et une possible activité allélopathique de produits issus de l'épicéa lui-même ou de la myrtille. L'équipe de pédologie biologique de Chambéry essaie de fournir actuellement des éléments de réponse à toutes ces questions aidée en cela par le Service départemental de l'Office National des Forêts ce qui permet des essais sur de plus grandes surfaces donc en se rapprochant des conditions d'application ultérieure.

BIBLIOGRAPHIE

AL ABRAS, K., 1985. — *Étude des types de mycorhizes de l'épicéa en fonction de l'âge*. Mem. DEA, Nancy I, 55 p.

BAVIER, J.B., 1910. — **Forstliche Preisfrage : Welches sind die Ursachen des so häufigen Fehlens der natürlichen Verjüngung in alten Fichtenbeständen hoher Lagen... ? Wie sind solche Bestände inskünftig zu behandeln ?** *Schweiz. Zeitschr. Forstwes.*, 61. 5.

BISCHOFF, N., 1987. — *Sylviculture en montagne. Guide pour la création et le traitement des forêts de montagne*. Eidg. Drucksachen und Materialzentrale Bern, 385 p.

BON, M., 1980. — Clé monographique du genre *Lactarius. Doc. mycol.*, 40, 85 p.

BON, M., 1984. — *Les Tricholomes de France et d'Europe*. LECHEVALLIER, Paris, 324 p.

BON, M., 1988. — Clé monographique des Russules d'Europe. *Doc. mycol.*, XVIII (70 - 71), 120 p.

BON, M. & GEHU, J.M., 1973. — Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. *Doc. mycol.*, 6, 40 p.

BOULLARD, B., 1959. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc. Forest. Franche Comté et prov. de l'Est*, mars, 3-11.

BOULLARD, B., 1961. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc. Forest. Franche Comté et prov. de l'Est*, 31, 245-254.

BOULLARD, B., 1962. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc. Forest. Franche Comté et prov. de l'Est*, 32, 481-487.

BOULLARD, B., 1986. — Cortinaires et mycorhizes. *Doc. mycol.*, XVI (63-64), 41-53.

BREITENBACH, J. & KRAENSLIN Eds., 1981. — Les champignons de Suisse. Tome I. Les Ascomycètes. *MYCOLOGIA*, Lucerne, 310 p.

BROWN, J.L., 1977. — Étude de la perturbation des horizons du sol par un arbre qui se renverse et de son impact sur la pédogenèse. *Can. J. Soil. Sc.*, 57, 173-186.

BUJAKIEWICZ, A., 1982. — Macromycetes as an element of forest structure on the Babia Gora massif. *Struktur und dynamik von Walder n. H. Dierschke Redac. J. Cramer FL 9490 Vaduz*. p. 645-657.

DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985. — Mycorhizal dynamics during forest tree development. In *Developmental biology of higher fungi*. Moore and al. Eds. Camb. Univ. Press. 118-139.

DIGHTON, J., 1987. — Ecology and management of ectomycorrhizal fungi in the U.K. *7th NACOM Gainesville. Florida*. May 1987.

DUCHAUFOUR, Ph., 1953. — Régénération de l'épicéa et pédologie. *Rev. forest. fr.* 4, 257-268.

EGON, O. Von., 1960. — Pilzökologische Untersuchungen in der subalpine Stufe (*Piceetum subalpinum* und *Rhodoreto-Vaccinietum*) der Rätischen Alpen. *Mémoire de l'inst. Suisse des Recherches Forestières*. 39 (1). 112 p. + 7 tableaux.

FAVRE, J., 1960. — Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc National Suisse. *Résultats des rech. Sci. du Parc national suisse. Soc. helv. des Sci. Nat.* Band VI (Neue Folge). 322-610.

FLOWERS-ELLIS, J.G.K., 1971. — Age structure and dynamics in stands of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.). *Dep. For. Ecol. Soils. R. Coll. Res.*, 9, 108 p.

FOGEL, R., 1976. — Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New phytol.*, 86, 199-212.

FROIDEVAUX, L. et SCHWAERZEL, C., 1977. — Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogés truffoïdes mycorhiziques en forêt. *Inst. Féd. Suisse de Rech. Forest.* Rapport n°180, 1-13.

GENSAC, P., 1967. — Les forêts d'épicéa de Tarentaise, recherche des différents types de pessière. *Rev. gen. bot.*, 74, 425-528.

GENSAC, P., 1989a. — Régénération en altitude de l'épicéa sur les souches. *Ann. des Sc. forest.* (sous presse).

GENSAC, P., 1989b. — Régénération de l'épicéa sur les terrassements des pistes de ski. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (sous presse).

HANDLEY, W.R.C., 1963. — Mycorrhizal association and *Calluna* heathland afforestation. *Bull. For. comm.*, 36, 70 p.

HARPER, J.L., 1977. — *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, 892 p.

JULICH, W., 1984. — Kleine Kryptogamenflora Band II b/1. Basidiomyceten 1. Die Nichtblatterpilze, Gallerpilze und Bauchpilze. *Fischer Verlag. Berlin*. 626 p.

KOWALSKI, S. 1982. — Role of mycorhiza and soil fungi in natural regeneration of fir (*Avies alba* Mill.) in Polish Carpathians and Sudetes. *Eur. J. For. Path.*, 12, 107-112.

KUHNER, R., 1938. — Le genre *Mycena*. LECHEVALLIER, Paris. 710 p.

LACHAUSSÉE, E., 1947. — La régénération de l'épicéa en haute montagne. *Rev. eaux et for.*, 85.

LEIBUNDGUT, H., 1959. — Ueber Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweiz. Ztschr. f. Forstsw.*, 110.

LE TACON, F., 1978. — La mycorhization contrôlée et ses possibilités d'application. Les progrès réalisés aux États-Unis. *Rev. forest. fr.*, 30, 5, 353-362.

LE TACON, F., 1982. — Perspectives de la maîtrise de la mycorhization en sylviculture in *Les Mycorhizes : biologie et utilisation*, INRA, 273-285.

LE TACON, F., et coll., 1984. — Les symbiotes mycorhiziens de l'épicea commun et du douglas dans le Limousin. *Rev. forest. fr.*, 36, 4, 325-338.

MAKKONEN-SPIEKER, K., 1985. — Auswirkungen des Aluminiums auf jungen Fichten (*Picea abies* karst.) verschiedener Provenienzen. *Forstw. Cbl.*, 104, 341-353.

MASER, C. et TRAPPE, J.M., 1984. — The fallen tree — a source of diversity in New Forests for a Changing World. *Proc. Soc. of Amer. For. Nath. Conf.*, 335-339.

MATHEY, A., 1911. — Régénération de l'épicéa dans les forêts de hautes régions. *Bull. Soc. Forest. Fr. Comté*, p. 169.

MAYER, H., 1976. — *Gebirgswaldbau-Schutzwaldflege Ein Waldbaulichen Beitrag zur Landschaftökologie und zum Umweltschutz*. FISCHER, Stuttgart, 436 p.

MAYER, H., 1984. — *Wälder Europas*. FISCHER, Stuttgart, 691 p.

MAYER, H., 1988. — Integrale Schutzwaldpflege zur Katastrophenvorbeugung. In «Osttyroler Gebirgwaldbau Oesterr. Agrarverlage. Wien, 440-469.

MOREAU, R. et POLY, J., 1967. — La régénération de l'épicéa dans les hautes chaines du Jura. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, série D. 1789-1791.

MOSCYNSKA, B., 1983. — Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* in pine forests communities. *Pol. ecol. Stud.*, 9, 4. 565-643.

MOSER, M., 1963. — Kleine Kryptogamenflora Band II a. Ascomyceten. *Fischer Verlag. Berlin*, 147 p.

OTT, E., 1989. — Verjüngungsprobleme in hochstaudenreichen Gebirgsnadelwälder. Schweiz. Z. Forstwes., 140, 1, 23-42.

PATERNOSTER, M., 1981. — *Colonisation par la végétation et pédogenèse initiale sur les moraines latérales historiques du grand glavier d'Aletsch*. Thèse spec., Nancy I, 101 p.

PIREN-CANTON D'AIME, 1983. — L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le canton d'Aime (Savoie). Rapport PIREN-CNRS. 357 p.

PIUSSI, P., 1984. — La rinnovazione naturale da seme in foresta, con particolare referimento ad alcuni tipi di bosco italiani. *Giorn. Bot. ital.*, 118, 2, 119-142.

PIUSSI, P., 1986. — La rinnovazione della pecceta subalpina. *La scienze*, 215, 58-67.

POULOUX, B., 1979. — *La flore fongique (Macromycètes) de quelques groupements forestiers de la région de Treignac*. Université de Limoges. Doctorat de Pharmacie. 113 p.

READ, D.J., 1986. — Non-nutritional effects of mycorrhizal affection in *Mycorrhizae : Physiology und genetics*. INRA Paris, 169-176.

SCHMIDT, L., 1977. — Phytomassevorrat und Nettprimarproduktivität alpinen Zwergstrauchbestande. *Oecol. Plant.*, 12, 2, 195-213.

SPINNER, S., and HASELWANDTER, K., 1985. — Proteins as nitrogen sources for *Hymenoscyphus (= Pezizella) ericae*. In *MOLINA R. ed. Proc. of the 6th NACOM. Forest research labortory. Corv. Or. U.S.A.*

STONE, E.I., 1960. — Some effects of Mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Monterey Pine sedlings. Soil. Sc. Soc. Proc., 14, 340-345.

TARTARAT, A., 1988. — *Flore analytique des cortinaires*. Ed. myc. Dauph. Sav., 320 p.

THOEN, D., 1980. — Contribution à l'inventaire des mycocénoses des pessières naturelles des Vosges (France). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 6, 380-391.

TRAPPE, J.M., 1962. — Fungus associates ectotrophic mycorrhizae. *Bot. rev.*, 28, 508.

TRAPPE, J.M. et VOGEL, R.D., 1977. — Ecosystematic functions of mycorrhizae. *In the belowground ecosystem : etc.* USDA Fort Collins. Col. State Univ. Range Sci. Dep. Ser., n 26, 205-214.

TREPP, W., 1961. — Die Plenterform des Heidelbeer — Fichtenwaldes der Alpen (*Piceetum subalpinum myrtilletosum*). *Schweiz. Ztschr. f. Forstw.*, 112, 5/6, 337-350.